ARTICULATA 2004 19 (1): 91–102 BIOLOGIE

Sind hohe Populationsdichten die Ursache der Makropterie beim Gemeinen Grashüpfer (*Chorthippus parallelus*; Caelifera: Acrididae)?

Martin Behrens und Thomas Fartmann

Abstract

Are high population densities the cause of macropterism in the meadow grasshopper (*Chorthippus parallelus*; Caelifera: Acrididae)?

Macroptery in normally short-winged grasshopper species has often been reported in the meadow grasshopper (*Chorthippus parallelus*). A moist and cool microclimate and high population densities have been mentioned as causes of macropterism. Macropterous individuals are able to fly, but the fecundity is reduced. In the "Medebacher Bucht" (South Westphalia/North Hesse) and the "Märkische Schweiz" (East Brandenburg) a total of 97 patches of semi-dry grassland and pastureland and five transects along a moisture-gradient were investigated for macropterous specimens of *C. parallelus*. The population density was determined with three and five series of biocoenometer captures, respectively. Data on vegetation and habitat structure were gathered on each site.

Macropterous individuals of *C. parallelus* occurred on five sites and one adjacent transect only, with percentages ranging from 2.0 to 11.8%. In both study areas macropterous specimens of *C. parallelus* were found only on the sites with the highest population densities: The maximum density of *C. parallelus* on these sites was 2.6–5.4 nymphs/m^2 and 2.3–5.3 adults/m^2. The populations containing macropterous individuals reached average densities three to fifteen times higher than that of populations containing only normally winged individuals.

Often a relation between macropterism and moist conditions and low temperatures has been suggested. This view is contradicted by the present study. In both study areas macropterous specimens occurred only on thermally favoured sites, which were not intensively used, factors that support high grasshopper density. This study indicates that macropterism in *C. parallelus* is caused by high population density.

Zusammenfassung

Makropterie bei normalerweise kurzflügeligen Heuschreckenarten wurde besonders häufig beim Gemeinen Grashüpfer (*Chorthippus parallelus*) beobachtet. Als Auslöser der Makropterie sind vor allem ein feucht-kühles Mikroklima und hohe Individuendichten genannt worden, die Auswirkungen sind Flugfähigkeit und verringerte Fruchtbarkeit der makropteren Individuen.

In der Medebacher Bucht (Südwestfalen/Nordhessen) und der Märkischen Schweiz (Ostbrandenburg) wurden insgesamt 97 Probeflächen (Magerrasen und Grünland) sowie fünf Transekte entlang eines Feuchtegradienten auf Vorkom-

men von makropteren Formen des Gemeinen Grashüpfers untersucht. In drei bzw. fünf Fangserien erfolgten Isolationsquadratfänge zur Bestimmung der Individuendichten der Heuschrecken. Für alle Untersuchungsflächen wurden Vegetation und Habitatstruktur erfasst.

Nur auf fünf Probeflächen und einem angrenzenden Transekt kamen makroptere Individuen von *C. parallelus* vor – mit einem Anteil von 2,0–11,8 %. In beiden Untersuchungsgebieten traten makroptere Individuen von *C. parallelus* nur auf den Flächen mit den höchsten Individuendichten auf: Dort wurden als Maximaldichten von *C. parallelus* 2,6–5,4 Larven/m^2 und 2,3–5,3 Imagines/m^2 erfasst. Die mittleren Dichten der teilweise makropteren Populationen erreichten das Drei- bis Fünfzehnfache der rein mikropteren Vorkommen.

Den oft vermuteten Zusammenhang zwischen Makropterie und feucht-kühlem Mikroklima widerlegen regionale Vergleiche der Habitate der rein mikropteren und teilweise makropteren Populationen: Makroptere Individuen wurden nur auf thermisch begünstigten Standorten mit geringer Störungsintensität gefunden, beides Faktoren, die hohe Individuendichten fördern. Diese Beobachtungen führen zu dem Schluss, dass die Makropterie bei *C. parallelus* dichteinduziert ist.

Einleitung

Bei vielen Heuschrecken sind langflügelige (makroptere) Individuen von normalerweise kurzflügeligen Arten bekannt (INGRISCH & KÖHLER 1998). Makropterie ist nicht nur ein morphologisches Phänomen, sondern auch von ökologischer Relevanz: Für die langflügeligen Formen mehrerer eigentlich kurzflügeliger Arten ist inzwischen die Flugfähigkeit nachgewiesen. Daher könnte das Ausbreitungspotential der makropteren Tiere höher sein. Aufgrund der morphologischen bzw. physiologischen Veränderungen ist die Reproduktion der langflügeligen Individuen jedoch häufig beeinträchtigt (zusammenfassende Diskussion bei INGRISCH & KÖHLER 1998).

Zur Makropterie bei mitteleuropäischen Heuschreckenarten liegen die meisten Veröffentlichungen beim Gemeinen Grashüpfer (*Chorthippus parallelus*, ZETTERSTEDT 1821) vor. Auch für *C. parallelus* ist die Flugfähigkeit makropterer Individuen (MARSHALL & HAES 1988, LAUSSMANN 1994, MANZKE 1995), bei gleichzeitig reduzierter Fertilität (RITCHIE et al. 1987, KÖHLER 2002) nachgewiesen.

Die Ursachen von Makropterie werden seit Jahrzehnten kontrovers diskutiert (Übersicht bei INGRISCH & KÖHLER 1998). Die am häufigsten genannten Auslöser für die Langflügeligkeit sind eine hohe Feuchte und/oder hohe Populationsdichten (INGRISCH & KÖHLER 1998). KÖHLER (2002) vermutet anhand von Freiland- und Labordaten eine Dichteinduktion der Makropterie bei *C. parallelus*.

In der vorliegenden Studie sollen quantitative Freilanduntersuchungen aus der Medebacher Bucht (Südwestfalen/Nordhessen) und der Märkischen Schweiz (Ostbrandenburg) vorgestellt werden, die weitere Befunde zu den Ursachen der Makropterie bei *C. parallelus* liefern.

Untersuchungsgebiete

Die Medebacher Bucht reicht vom Hochsauerlandkreis in Nordrhein-Westfalen bis in den Landkreis Waldeck-Frankenberg in Hessen und ist etwa 100 km^2 groß (Abb. 1). Innerhalb des Bergisch-Sauerländischen Gebirges (Rheinisches Schiefergebirge) zählt die Medebacher Bucht zur naturräumlichen Haupteinheit des Ostsauerländer Gebirgsrandes und erstreckt sich als hügelige Mittelgebirgslandschaft zwischen 300 und 600 m NN im Lee des Rothaargebirges (BÜRGENER 1963).

Das Klima der Medebacher Bucht ist subatlantisch (MÜLLER-WILLE 1981) – mit einem Jahresmittel der Temperatur von 7,5 °C und einer durchschnittlichen Niederschlagssumme von 783 mm pro Jahr (in Medebach). Typisch sind relativ kühle Frühjahrs- und Sommermonate (Monatsmittel z. B. 6–7 °C im April, 15–16 °C im Juli und August) und milde Winter. Im Untersuchungszeitraum (April bis September 2002) lag die Durchschnittstemperatur etwa 1 °C über dem langjährigen Mittelwert; der August war mit einem Monatsmittel von 17,9 °C sogar um ca. 2 °C wärmer. Die Niederschlagssumme entsprach dem langjährigen Durchschnitt (jeweils Daten der Messstation Medebach für das Jahr 2002 [meteomedia schriftl.] im Vergleich mit dem langjährigen Mittel von Temperatur [Messzeitraum 1931–1960] bzw. Niederschlag [1951–1980] [MURL 1989]).



Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete in Deutschland.

Von West nach Ost ergibt sich im Untersuchungsgebiet (UG) aufgrund der Lage im "Regenschatten" des Rothaargebirges eine Abnahme der Jahresniederschlagssummen von ca. 950 auf 700 mm (MURL 1989). Weitere Angaben zur Physiogeographie dieses UG sind BEHRENS & FARTMANN (2004) zu entnehmen.

Der Naturpark Märkische Schweiz befindet sich in Ostbrandenburg, etwa 50 km östlich des Stadtzentrums von Berlin und umfasst ein Gebiet von fast 200 km^2 (Abb. 1, Gesetzblatt der DDR 1990). Innerhalb der nordostdeutschen Jungmoränenlandschaft ist die Märkische Schweiz der Ostbrandenburgischen Platte zuzuordnen, die vor allem aus Grundmoränen aufgebaut wird (SCHOLZ 1962).

In der Märkischen Schweiz herrscht ein subkontinentales Klima (DÜLL 1960). Die Temperaturextreme entfallen auf die Monate Januar und Juli mit einem langjährigen Mittel von -1,2 °C bzw. 17,7 °C, bei einer Jahresmitteltemperatur von 8,2 °C. Das langjährige Niederschlagsmittel für die Station Müncheberg (am Südrand des Naturparkes gelegen) beträgt 527 mm, wobei das Maximum der Niederschläge in den Monaten Juni bis August mit jeweils ca. 60 mm liegt (Messzeitraum 1951–80, ZALF schriftl.). Das Jahr der Untersuchung (1994) war außergewöhnlich warm und niederschlagsreich. Die Jahresmitteltemperatur lag mit 9,5 °C um 1,3 °C über dem langjährigen Jahresmittel und die Niederschlagsmenge übertraf um fast 200 mm den vieljährigen Wert (ZALF schriftl.). Insbesondere der Juli war sehr heiß.

Material und Methoden

Auf insgesamt 97 Probeflächen (PF) wurden die Heuschreckenarten qualitativ untersucht und verschiedene Parameter der Habitatstruktur erfasst. In der Märkischen Schweiz erfolgten vom 18.04.–30.09. 1994 Erhebungen auf 15 PF (FARTMANN 1997), in der Medebacher Bucht vom 07.05.–14.09. 2002 Untersuchungen auf 82 PF (BEHRENS & FARTMANN 2004). Jede PF hatte eine einheitliche Vegetationsstruktur im Sinne von SÄNGER (1977): Deckung, Höhe und Schichtung der Vegetation einer PF waren homogen. Die PF der Medebacher Bucht befinden sich auf Festgestein und zählen zu den Silikatmagerrasen (*Plantagini-Festucion* und Basalgesellschaft der *Koelerio-Corynephoretea*) und Heiden (*Calluno-Ulicetea*) sowie den mageren Weiden (*Cynosurion* und *Festuca rubra-Agrostis capillaris*-Gesellschaft) und Wiesen (*Arrhenatherion*). Während der gesamten Vegetationsperiode war die Bewirtschaftung einer PF einheitlich und entsprach der Nutzung 1–5 Jahre davor. Bei den PF in der Märkischen Schweiz handelt es sich um Sandtrockenrasen des *Corynephorion*, *Sileno-Cerastion* und *Plantagini-Festucion*, basiphile Magerrasen des *Bromion* sowie magere *Arrhenatherion*-Bestände – jeweils auf Lockersubstraten. Neben den PF wurden in der Märkischen Schweiz auch 5 Transekte mit jeweils fünf Abschnitten entlang eines ökologischen Gradienten von den Trockenrasen in das feuchte Grünland untersucht.

Die Individuendichte der Heuschrecken wurde mit einem Isolationsquadrat bestimmt (FARTMANN 1997, BEHRENS & FARTMANN 2004) – in der Medebacher Bucht auf 33 PF und in der Märkischen Schweiz auf 5 PF bzw. 5 Transekten mit Vorkommen von *C. parallelus*. Das verwendete Isolationsquadrat hat eine Grundfläche von 2 m^2; die mit weißer Gaze bespannten Seiten sind 80 cm hoch.

Für jeden Fang wurde es acht- bzw. zehnmal (Märkische Schweiz bzw. Medebacher Bucht) auf der PF aufgesetzt (entspricht einer Gesamtfläche von 16 bzw. 20 m^2), im Fall der Transektflächen in der Märkischen Schweiz für jeden Abschnitt allerdings nur einmal (Bezugsfläche somit 2 m^2). Um ein optimales Fangergebnis zu erzielen, wurden zunächst alle Individuen von den Seitenwänden abgesammelt, anschließend erfolgte eine gründliche Durchsuchung der Vegetation im Quadrat. Die Tiere wurden im Gelände bestimmt und wieder auf die Fläche zurückgesetzt. In der Medebacher Bucht erfolgten drei Fangserien (2002; FS 1: 16.07.–30.07., FS 2: 06.08.–18.08., FS 3: 20.08.–29.08.), in der Märkischen Schweiz fünf (1994; FS 1: 20.06.–05.07., FS 2: 14.07.–29.07., FS 3: 08.08.–20.08., FS 4: 04.09.–14.09., FS 5: 22.09.–28.09.). Zwischen den Fängen auf derselben PF lagen zwei bis drei Wochen, sie erfolgten jeweils in anderen Teilbereichen der PF.

Als Bestimmungsliteratur für die Larven wurde OSCHMANN (1969) verwendet, bei der Determination gab es keine Schwierigkeiten.

Ergebnisse

In der Medebacher Bucht kommt *C. parallelus* auf 76 von 82 PF mit unterschiedlichen Habitatstrukturen und Mikroklimaten vor. Auf allen PF des Wirtschaftsgrünlandes, der Heiden und des *Plantagini-Festucion* war *C. parallelus* dominant oder eudominant (63 % aller PF). In sehr trockenen Silikatmagerrasen der *Koelerio-Corynephoretea* auf Ranken (27 % aller PF) wurde er subdominant nachgewiesen. Schüttere Pionierrasen (*Koelerio-Corynephoretea*) über Schiefergrus waren nicht besiedelt (BEHRENS & FARTMANN 2004).

Auf 4 PF wurden insgesamt 22 makroptere Exemplare von *C. parallelus* erfasst. Der Anteil makropterer Tiere war in beiden Geschlechtern gleich hoch, er lag zwischen 2,0 und 10,0 % der Imagines pro Fangserie (Tab. 1).

Auf den PF mit z. T. makropteren *C. parallelus*-Populationen wurden mit bis zu 5,1 Individuen/m^2 die höchsten Larval- und Imaginaldichten von *C. parallelus* in der Medebacher Bucht festgestellt (Tab. 1, Abb. 2 u. 3).

Die subkontinentalen Trockenrasen der Märkischen Schweiz besiedelt *C. parallelus* kaum; er kommt dort auf 5 von 15 PF – meist frische Ausbildungen der Trockenrasen (*Bromion*, *Plantagini-Festucion* und *Arrhenatherion*) – vor. Sehr lückige und extrem wärmebegünstigte Standorte wie Silbergrasfluren werden nur ausnahmsweise – vor allem während Schlechtwetterperioden – genutzt (FARTMANN 1997). Makroptere Individuen (n = 14) wurden nur auf einer PF (Gumnitz) mit einem Anteil von 3,6–11,8 % je Fangserie nachgewiesen. Wie in der Medebacher Bucht sind die Dichten dieser teilweise makropteren *C. parallelus*-Population mit maximal 5,4 Larven/m^2 und 5,3 Imagines/m^2 die höchsten aller *C. parallelus*-Vorkommen des UG (Tab 2, Abb. 2 u. 3).

Die mittlere Larval- und Imaginaldichte der z. T. makropteren Vorkommen von *C. parallelus* liegt in beiden UG deutlich über der Abundanz der rein mikropteren Populationen und meist sogar über der Summe aller übrigen Gomphocerinae (Vergleich der Mediane aller Fangserien, Abb. 2 u. 3): Der Unterschied ist in der

ersten Fangserie besonders groß – hier erreicht kein rein mikropteres[1] Vorkommen die Larvaldichte der teilweise makropteren Populationen und der Median der Dichte ist dort um das Siebenfache (Medebacher Bucht) bzw. Dreifache (Märkische Schweiz) größer (Abb. 2)! Zum Maximum der Imaginaldichte von *C. parallelus* haben die teilweise makropteren Vorkommen die fünfzehnfache (Medebacher Bucht, Fangserie 1) bzw. neunfache (Märkische Schweiz, Fangserie 2) Abundanz der rein mikropteren Populationen (Median-Vergleich, Abb. 3)!

Tab. 1: Individuenzahlen und -dichten sowie Anteil makropterer *Chorthippus parallelus* auf den Probeflächen in der Medebacher Bucht.

Probefläche	1			2		
Vegetation	Silikatmagerrasen, *Diantho-Armerietum*			Grünland, *F. rubra-A. capillaris*-Gesellschaft		
Nutzung	periodische Rinderweide			Brache		
Datum (2002)	16.7.	6.8.	20.8.	19.7.	13.8.	26.8.
n gesamt Larven/Imagines	102/75	1/46	2/47	51/45	23/102	4/63
Larven/m^2	5,1	0,1	0,1	2,6	1,2	0,2
Imagines/m^2	3,8	2,3	2,4	2,3	5,1	3,2
makroptere Imagines [%]	5,3	4,3	4,2	4,4	2,0	6,3

Probefläche[2]	3			4		
n gesamt Larven/Imagines	80/34	10/46	0/46	58/78	0/10	0/10
Larven/m^2	4,0	0,5	0,0	2,9	0,0	0,0
Imagines/m^2	1,7	2,3	2,3	3,9	0,5	0,5
makroptere Imagines [%]	2,9	4,3	0,0	2,6	10	0,0

Tab. 2: Individuenzahlen und -dichten sowie Anteil makropterer *Chorthippus parallelus* der Probefläche in der Märkischen Schweiz.

Vegetation	*Sileno-Festucetum*, *Bromus erectus-Bromion*-Fragmentgesellschaft				
Nutzung	einschürige Herbstmahd				
Datum (1994)	5.7.	29.7.	21.8.	12.9.	26.9.
n gesamt Larven/Imagines	87/34	10/84	0/54	0/41	0/11
Larven/m^2	5,4	0,6	0,0	0,0	0,0
Imagines/m^2	2,1	5,3	3,4	2,6	0,7
makroptere Imagines [%]	11,8	3,6	7,4	4,9	9,1

[1] Bei normaler Flügellänge sind laut RAMME (1951) und HARZ (1957) die Weibchen von *C. parallelus* mikropter und die Männchen brachypter. Hier wird nach KÖHLER (2002) für beide Geschlechter der Begriff mikropter für die normal-/kurzflügeligen Individuen gegenüber den langflügeligen/makropteren Tieren benutzt.

[2] Vegetation, Nutzung und Datum wie oben, außer Nutzung auf PF 4: Koppelweide (Schafe) und anschließendes Mulchen Anfang August

Neben den 5 Trockenrasen-PF konnte *C. parallelus* in der Märkischen Schweiz auch auf 5 Transekten entlang eines Gradienten von den Magerrasen in das feuchte Grünland erfasst werden. Die außerhalb der eigentlichen PF liegenden und durch *C. parallelus* besiedelten Transektabschnitte zählten zum *Arrhenatheretum alopecuretosum, Molinietum* und *Angelico-Cirsietum*. Die Bodenfeuchte nimmt von den Standorten der Glatthafer- über die Pfeifengras- bis zur Kohldistelwiese zu. Nachweise von makropteren Tieren von *C. parallelus* (9 Exemplare) gelangen nur in zwei Transektabschnitten, die an die PF Gumnitz mit Vorkommen von langflügeligen Tieren angrenzten. Es handelte sich hierbei um die beiden weniger feuchten (jeweils einmal *Arrhenatheretum* und *Molinietum*), trockenrasennahen und durch deutlich höhere Dichten des Gemeinen Grashüpfers gekennzeichneten Abschnitte: So konnten in der sich direkt an den Trockenrasen anschließenden Glatthaferwiese maximale Dichten von 12,5 Imagines/m^2 und 23,5 Larven/m^2 nachgewiesen werden. Für die entlang des Feuchtegradienten folgende Pfeifengraswiese liegen die Höchstwerte bei 11 Imagines und 13 Larven/m^2. Bezugsgrundlage der Maximaldichten ist hier nur das einmalige Aufsetzen des Isolationsquadrates (2 m^2) in einer Fangserie. Die Ergebnisse sind nicht direkt mit denen der PF (dort 16 m^2/Fangserie beprobt) vergleichbar, weil keine gleichmäßige Verteilung der Tiere anzunehmen ist.

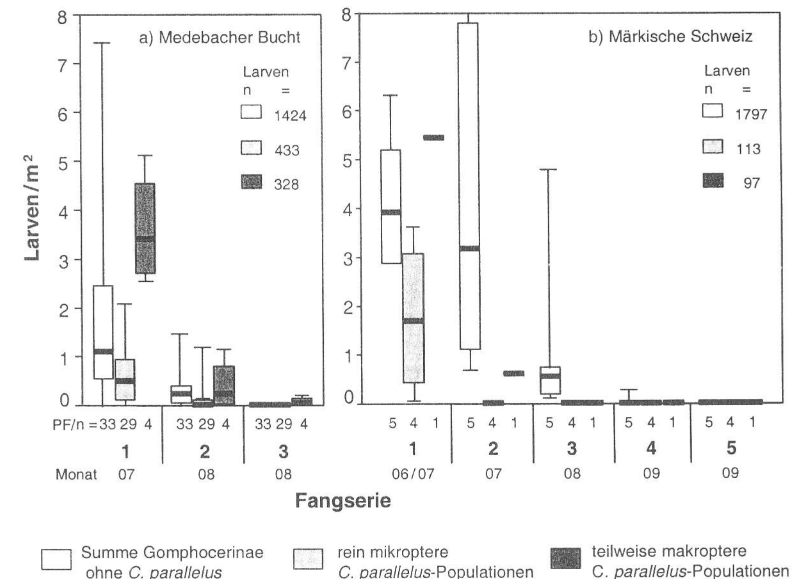


Abb. 2: Vergleich der Larvaldichten der teilweise makropteren *C. parallelus*-Populationen mit den Dichten der rein mikropteren *C. parallelus*-Vorkommen und der übrigen Gomphocerinae (Median, 1. und 3. Quartil, Maximum und Minimum). Bei der 2. Fangserie in der Märkischen Schweiz ist der Maximalwert von 18,5 Individuen/m^2 bei den übrigen Gomphocerinae nicht dargestellt.

Im *Arrhenatheretum* beträgt der Anteil der makropteren Tiere mit drei Exemplaren 6,7 % (n = 45 Imagines), im *Molinietum* sind es bei sechs Individuen 10,5 % (n = 57 Imagines, jeweils Gesamtfang aller 5 Fangserien). In den noch feuchteren Ausbildungen der Pfeifengraswiesen konnten von *C. parallelus* bei maximalen Dichten von 1,5 Imagines/m² keine langflügeligen Tiere nachgewiesen werden.

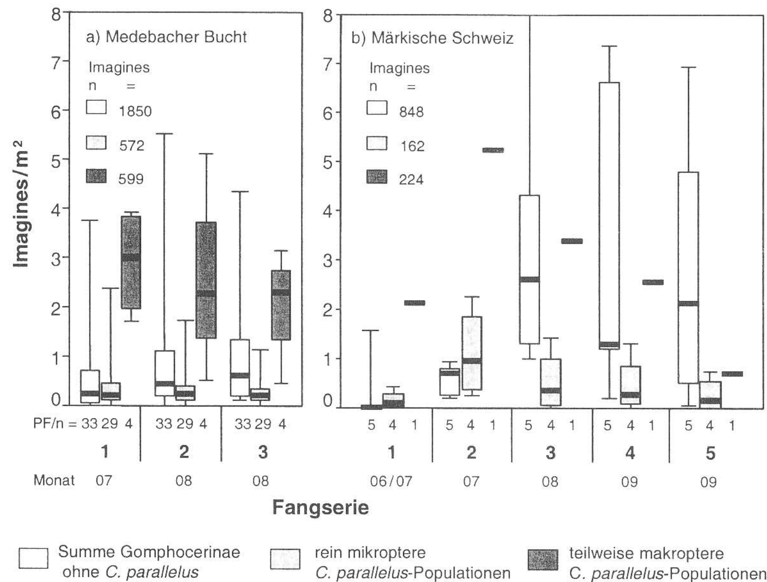


Abb. 3: Vergleich der Imaginaldichten der teilweise makropteren *C. parallelus*-Populationen mit den Dichten der rein mikropteren *C. parallelus*-Vorkommen und der übrigen Gomphocerinae (Median, 1. und 3. Quartil, Maximum und Minimum). Bei der 3. Fangserie in der Märkischen Schweiz ist der Maximalwert von 8,2 Individuen/m² bei den übrigen Gomphocerinae nicht dargestellt.

Diskussion

Die Ergebnisse aus zwei unterschiedlichen UG – einer subatlantischen Mittelgebirgs- und einer subkontinentalen Jungmoränenlandschaft – stimmen überein: In beiden Gebieten kamen makroptere Individuen von *C. parallelus* nur auf den Flächen mit den höchsten Individuendichten im Frühsommer vor. Dieser Zusammenhang führt zu dem Schluss, dass die Makropterie bei *C. parallelus* dichteinduziert ist, denn andere Ursachen sind nicht nachweisbar.

Ein feucht-kühles Mikroklima während der Larvalentwicklung – bedingt durch Witterung, Boden und/oder Habitatstruktur –, das ebenfalls als Auslöser von Makropterie benannt wurde (RAMME 1931, 1951; CLARK 1942, DREUX 1962, SCHMIDT & SCHLAGBAUER 1965, BEIER 1972), ist wahrscheinlich nur als Einflussfaktor auf Phänologie und Dichte von Bedeutung: Von allen untersuchten

C. parallelus-Populationen der Medebacher Bucht waren 95 % rein mikropter. Die Lebensräume dieser Populationen sind regionalklimatisch/witterungsbedingt, edaphisch und strukturell sowohl identisch mit den Habitaten der zum Teil makropteren Vorkommen als auch feucht-kühler oder trocken-wärmer. Während makroptere Individuen jeweils auf zwei trockenen Magerrasen und mäßig frischen Wirtschaftsgrünländern gefunden wurden, die im regionalklimatisch begünstigten Osten des UG liegen, sind rein mikroptere Vorkommen in allen untersuchten Habitattypen und im ganzen UG verbreitet (BEHRENS & FARTMANN 2004). In der Märkischen Schweiz sind die Schwerpunkthabitate des Gemeinen Grashüpfers das genutzte frische und feuchte Grünland (FARTMANN 1997). Makroptere Tiere kamen nur auf einer PF und den angrenzenden Transektabschnitten in Habitaten von trockenen Magerrasen des *Plantagini-Festucion* und *Bromion* bis hin zu wechselfeuchten Pfeifengraswiesen vor. Für die gleichen Habitattypen wurden auf den weiteren PF und Transekten aber nur rein mikroptere Vorkommen erfasst. In sehr feuchten Ausbildungen der Pfeifengraswiese – mit geringen Dichten des Gemeinen Grashüpfers (maximal 1,5 Tiere/m²) – und noch feuchteren Kohldistelwiesen konnten ebenso keine langflügeligen Tiere nachgewiesen werden. Als Unterschied zwischen den rein mikropteren und teilweise makropteren Vorkommen ist also in beiden UG nur die Individuendichte offensichtlich! Auch KÖHLER (2002) fand bei mehrjährigen Untersuchungen keinen Zusammenhang zwischen der Witterung und dem Auftreten makropterer Individuen von *C. parallelus* und beobachtete langflügelige Tiere in unterschiedlich feuchten Habitaten.

Die maximalen Abundanzen der teilweise makropteren *C. parallelus*-Populationen in der Medebacher Bucht und der Märkischen Schweiz sind mit Werten von 5,1 bzw. 5,3 Imagines/m² auch im Vergleich mit publizierten Dichtewerten von *C. parallelus* hoch: Häufig werden Imaginaldichten von 0,1 bis ≤ 3 Tiere/m² genannt (Übersicht in INGRISCH & KÖHLER 1998); ähnlich hohe Werte wie in der vorliegenden Studie erfassten KÖHLER & BRODHUN (1987), HANDKE (1988) und KLEINERT (1992) mit maximalen Dichten zwischen 4,5 und 6,3 Imagines/m². In anderen Untersuchungen wurden langflügelige Exemplare von *C. parallelus* ebenfalls bei hohen Individuendichten gefunden (GYLLENBERG 1969, NADIG 1988). Quantitative Angaben zu den Dichten in teilweise makropteren Populationen sind selten, meist liegt nur eine einmalige, grobe Dichteschätzung zur Imaginalzeit für Einzelflächen vor – ohne regionalen Vergleich mit weiteren *C. parallelus*-Vorkommen. Bei mehrjährigen quantitativen Untersuchungen einer *C. parallelus*-Population beobachtete KÖHLER (2002) makroptere Tiere nur in einem Jahr bei maximalen Dichten von 7,1 Larven/m² und 4,5 Imagines/m². Diese Abundanzen von *C. parallelus* liegen in der gleichen Größenordnung wie die eigenen Daten.

In beiden UG dürften die hohen Dichten vor allem zwei Gründe haben: Erstens die extensive Nutzung in Form einer einschürigen Herbstmahd in der Märkischen Schweiz (FARTMANN 1997, FARTMANN & MATTES 1997) bzw. der periodischen Rinderbeweidung mit geringem Viehbestand – oder keiner Nutzung – in der Medebacher Bucht (BEHRENS & FARTMANN 2004). Zweitens die thermische Begünstigung der Standorte bei gleichzeitig noch "ausreichend feuchtem" Mikroklima für

die Ei- und Larvalentwicklung der mesophilen Art *C. parallelus*. Die Fläche Gumnitz in der Märkischen Schweiz ist allseits von Wald umgeben und wärmt sich bei Sonnenschein somit schnell auf, da die Warmluft durch Wind nicht abtransportiert werden kann. Die von den teilweise makropteren Populationen besiedelten PF der Medebacher Bucht liegen im regionaklimatisch begünstigten Osten des UG (vgl. oben), sind südexponiert und durch Relief und Wälder gegen die vorherrschenden Westwinde geschützt – ohne dabei beschattet zu werden.

Darüber hinaus lassen sich indirekte Hinweise für die Dichteinduktion der Makropterie beim Gemeinen Grashüpfer finden: So geben MARSHALL & HAES (1988) einen besonders hohen Anteil an makropteren Tieren von *C. parallelus* in Wärmejahren an. In Deutschland wurden seit Anfang der 1990er Jahre gehäuft langflügelige Tiere des Gemeinen Grashüpfers gemeldet (LAUSSMANN 1994, MEINEKE 1994, MANZKE 1995). Der Zeitraum von 1990 bis heute war außergewöhnlich warm, teilweise mit Werten von 2 °C oder sogar mehr über dem langjährigen Temperaturmittel. Ausnahmen sind das unterdurchschnittlich kühle Jahr 1996 und die dem Mittel entsprechenden Jahre 1993 und 1995 (ULLRICH & RAPP 2000). Die Daten der vorliegenden Studie stammen aus den Jahren 1994 und 2002 – ebenfalls zwei Wärmejahren. Der entscheidende Faktor, der die Populationsdichten bestimmt, ist neben der Nutzung (FARTMANN & MATTES 1997) das Klima. In aller Regel begünstigt trocken-warme Witterung hohe Dichten. Somit kann man das gehäufte Auftreten von makropteren Tieren in Wärmejahren auch als ein Indiz für die Dichteinduktion bei *C. parallelus* werten.

Makropterie und Gregarismus (Phasentheorie und Gregärverhalten: UVAROV 1966, 1977) unterscheiden sich in verschiedener Hinsicht (Übersicht bei KÖHLER 2002), dennoch kann man die dichteinduzierte gregäre Phase der Wanderheuschrecken als "Modellfall" für die Entwicklung makropterer Morphen nichtgregärer Acridoidea betrachten (INGRISCH & KÖHLER 1998): Bei *C. parallelus* untersuchte KÖHLER (2002) Makropterie in Käfigzuchten und Freilandpopulationen mit hoher Individuendichte, er formuliert eine "Schwellenhypothese" – demnach kommt es in einer Population "ab einer bestimmten Dichte spontan zur Ausbildung makropterer Individuen". Die Induktion erfolgt vermutlich während der Larvalentwicklung (INGRISCH & KÖHLER 1998), so dass hohe (Larval-)Dichten in diesem Zeitraum ausschlaggebend sind. Die vorliegenden Daten zeigen dies für den Juli – hier beträgt die Individuendichte der teilweise makropteren Populationen von *C. parallelus* bei einem großen Larvenanteil das Vielfache der rein mikropteren Vorkommen. Es reicht eventuell aus, wenn die Dichte nur lokal oder zeitweilig hoch ist – durch Klumpung der Larven (SCHULZ 2003) oder eine verkürzte Schlupfperiode. Mit dieser Vermutung erklärt KÖHLER (2002) die Funde makropterer Individuen auch bei geringer Dichte zum (späteren) Erfassungszeitpunkt.

Dank

Wir danken Herrn Dr. A. M. SCHULTE (Münster) für die Durchsicht des Textes. Für die Überlassung der Klimadaten aus der Märkischen Schweiz gilt unser Dank Herrn Dr. W. MIRSCHEL (ZALF Müncheberg). Die Kontrolle des Abstracts übernahm Herr T. SECHELMANN (Münster).

Verfasser:
Martin Behrens
Stadtlohnweg 33
D-48161 Münster
E-Mail: mabehre@web.de

Dr. Thomas Fartmann
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Institut für Landschaftsökologie / AG Biozönologie
Robert-Koch-Straße 26
D-48149 Münster
E-Mail: fartmann@uni-muenster.de

Literatur

BEHRENS, M. & FARTMANN, T. (2004): Die Heuschreckengemeinschaften isolierter Schieferkuppen der Medebacher Bucht (Südwestfalen/Nordhessen). – Tuexenia 24.

BEIER, M. (1972): Saltatoria (Grillen und Heuschrecken). Handbuch der Zoologie 4 (2) 2/9. – Walter de Gruyter & Co., Berlin; 217 S.

BÜRGENER, M. (Bearb.) (1963): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 111 Arolsen. Geographische Landesaufnahme 1 : 200.000. Naturräumliche Gliederung Deutschlands. – Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, Bonn-Bad Godesberg; 94 S.

CLARK, E.J. (1942): Occurrence of *Chorthippus parallelus* (ZETT.) f. *macroptera* (Orth., Acrididae) in Britain. – The Entomologist's monthly magazine. 78: 161–166.

DREUX, P. (1962): Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. – Thèse, Faculté des Sciences de l'Université de Paris; 766 S.

DÜLL, R. (1960): Vorarbeiten zur Flora und Vegetation von Buckow/Mark. – Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg 98–100: 149–175.

FARTMANN, T. (1997): Biozönologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna auf Magerrasen im Naturpark Märkische Schweiz (Ostbrandenburg). – In: MATTES, H. (Hrsg.): Ökologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna in Brandenburg und Westfalen. – Arbeiten aus dem Institut für Landschaftsökologie 3: 1–62.

FARTMANN, T. & MATTES, H. (1997): Heuschreckenfauna und Grünland – Bewirtschaftungsmaßnahmen und Biotopmanagement. – In: MATTES, H. (Hrsg.): Ökologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna in Brandenburg und Westfalen. – Arbeiten aus dem Institut für Landschaftsökologie 3: 179–188.

Gesetzblatt der Deutschen Demokratischen Republik (DDR) (1990): Verordnung über die Festsetzung von Naturschutzgebieten und einem Landschaftsschutzgebiet von zentraler Bedeutung als Naturpark Märkische Schweiz vom 12. September 1990. – Berlin.

GYLLENBERG, G. (1969): The energy flow through a *Chorthippus parallelus* (ZETT.) (Orthoptera) population on a meadow in Tvärminne, Finland. – Acta Zoologica Fennica 123: 1–74.

HANDKE, K. (1988): Faunistisch-ökolgische Untersuchungen auf Brachflächen in Baden-Württemberg. – Arbeitsberichte Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster 8: 1–169.

HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. – Gustav Fischer, Jena; 494 S.

INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. – Westarp Wissenschaften, Magdeburg; 460 S.

KLEINERT, H. (1992): Entwicklung eines Biotopbewertungskonzeptes am Beispiel der Saltatoria (Orthoptera). – Articulata, Beiheft 1: 1–117.

KÖHLER, G. (2002): Experimente und Erhebungen zur Flügligkeit beim Gemeinen Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Caelifera: Acrididae) – ein Beitrag zur Interpretation von Makropterie. – Articulata 17 (1): 1–19.

KÖHLER, G. & BRODHUN, H.-P. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik zentraleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). – Zoologische Jahrbücher/Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere 114: 157–191.

LAUSSMANN, H. (1994): Untersuchungen zur Makropterie von *Chorthippus parallelus* anlässlich eines Massenauftretens. – Articulata 9 (1): 73–82.

MANZKE, U. (1995): Freilandbeobachtungen zum Abflugverhalten makropterer *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Acrididae: Gomphocerinae). – Articulata 10 (1): 61–72.

MARSHALL, J.A. & HAES, E.C.M. (1988): Grasshoppers and allied insects of Great Britain and Ireland. – Harley Books, Colchester; 254 S.

MEINEKE, T. (1994): Ausbreitungsversuche und initiale Populationsstadien von *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT, 1821) im Hochharz. – Articulata 9 (1): 33–42.

MÜLLER-WILLE, W. (1981): Westfalen. Landschaftliche Ordnung und Bindung eines Landes. – 2. Aufl., Aschendorfsche Verlagsbuchhandlung, Münster; 411 S.

MURL NRW – Minister für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft des Landes Nordrhein-Westfalen (Hrsg.) (1989): Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen. – Landesamt für Agrarordnung, Düsseldorf; 65 S.

NADIG, A. (1988): Massenvermehrung und Makropterie bei *Bicolorana bicolor*, *Chorthippus parallelus* und *Arcyptera fusca* (Insecta: Orthoptera). – Atti della Accademia Roveretana degli Agiati 236: 135–139.

OSCHMANN, M. (1969): Bestimmungstabelle für die Larven mitteldeutscher Orthopteren. – Deutsche Entomologische Zeitschrift, N. F. 16 (I–III): 277–291.

RAMME, W. (1931): Verlust und Herabsetzung der Fruchtbarkeit bei macropteren Individuen sonst brachypterer Orthopterenarten. – Biologisches Zentralblatt 51: 533–540.

RAMME, W. (1951): Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. – Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin 27: 1–432.

RITCHIE, M.G., BUTLIN, R.K. & HEWITT, G.M. (1987): Causation, fitness effects and morphology of macropterism in *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae). – Ecological Entomology 12: 209–218.

SÄNGER, K. (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) und der Raumstruktur ihrer Habitate. – Zoologische Jahrbücher/Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere 104: 433–488.

SCHMIDT, G.H. & SCHLAGBAUER, A. (1965): Die Orthopteren-Fauna und Pflanzengesellschaften der Kahlschläge des Arbergebietes im Bayrischen Wald mit einem Beitrag zum Problem der Makropterie. – Ztschr. für Morphologie und Ökologie der Tiere 54: 643–668.

SCHOLZ, E. (1962): Die naturräumliche Gliederung Brandenburgs. – Potsdam.

SCHULZ, B. (2003): Zur Bedeutung von Beweidung und Störstellen für Tierarten am Beispiel der Verteilung von Feldheuschreckengelegen im Grünland. – Articulata 18 (2): 151–178.

ULLRICH, R. & RAPP, J. (2000): Monatliche Temperaturabweichungen vom Referenzzeitraum 1961–1990. – Klimastatusbericht 2000: 93–98.

UVAROV, B.P. (1966): Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol. 1. – University Press, Cambridge; 481 S.

UVAROV, B.P. (1977): Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol. 2. – Centre for Overseas Pest Research, London; 613 S.